

Résumé

La sélection du palmier à huile est conduite selon un schéma de sélection récurrente réciproque qui exploite l'hétérosis existant entre deux groupes de populations (A et B). En raison de la faible héritabilité des caractères de production, la sélection est réalisée après des tests sur descendance ($A \times B$). S'agissant d'une plante à cycle long, les phases de recombinaisons intra-groupe ne comportent qu'une ou deux générations. Est-il utile d'ajouter encore une génération en autofécondation ? La discussion prend en compte l'effet de l'autofécondation sur la structure de la variance, la complémentarité des géniteurs recombinés, la gestion du temps, la nécessité d'assurer une sortie variétale régulière. Une stratégie d'ensemble est proposée pour l'amélioration génétique du palmier à huile.

Abstract

Oil palm breeding follows a reciprocal recurrent selection procedure that exploits the heterosis between two groups of populations (A and B). Given the poor heritability of production characters, selection is preceded by progeny tests ($A \times B$). As oil palm has a long cycle, the within-group recombination phases include just one or two generations. Is it worth adding a generation of selfs? The discussion takes account of the effect of selfing on variance structure, the complementarity of the parents recombined, time management factors, and the need to ensure a consistent varietal output. An overall oil palm genetic improvement strategy is proposed.

Stratégies d'amélioration génétique du palmier à huile

Durand-Gasselin T.¹, Baudouin L.², Cochard B.¹, Adon B.¹, Cao T.V.².

1 CIRAD-CP, station de La Mé, 13 BP 989, Abidjan 13, Côte d'Ivoire

2 CIRAD-CP, TA 80/03, avenue Agropolis, 34398 Montpellier Cedex 5, France

L'huile de palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) est devenue, en une cinquantaine d'années, une des sources mondiales majeures de corps gras végétal. Sa part dans les disponibilités mondiales en corps gras a connu un essor extraordinaire, elle est passée de 4 % de la production mondiale en 1958-1962 à 20 % prévus pour la période 2000-2002, soit près de 20 millions de tonnes d'huile. Cela est en grande partie lié aux gains remarquables de productivité du matériel végétal planté, estimés à 15 % par cycle de sélection de 10 à 15 ans (Soh *et al.*, 1989 ; Cochard *et al.*, 1993) accompagné, depuis 1960, de la vulgarisation en abondance de ce matériel, ce qui garantit la rentabilité effective des plantations.

Deux stratégies d'amélioration génétique se sont progressivement imposées. Assez proches, elles s'apparentent à un schéma récurrent (Soh, 1990). On distingue les schémas de sélection récurrente réciproque (Srr) adoptés par le Nifor¹, le Cirad² et ses partenaires en Afrique (Cnra³ en Côte d'Ivoire, Srph⁴ au Bénin et Irad⁵ au Cameroun) ou en Asie du Sud-Est (Socfindo⁶ et Iopri⁷ en Indonésie), et les schémas de sélection famille/individus (Fips) largement utilisés en Malaisie (Porim⁸ et ses partenaires) et en Papouasie (Dami Oprs⁹) (Rosenquist, 1989).

La Srr exploite, sous forme d'hybrides, l'effet d'hétérosis obtenu en croisant les origines Deli et les origines africaines (Benard et Malingraux, 1965). Le schéma Fips, pour sa part, exploite des parents choisis principalement pour leur valeur phénotypique et l'aptitude générale à la combinaison de leurs familles (Lee Chong Hee et Yeow Kheng Hoe, 1965 ; Breure *et al.*, 1982 ; Hartley, 1988). Les deux schémas ont finalement convergé, et partout deux populations (groupes A et B) sont maintenues en isolement et on procède par cycles successifs (Meunier et Gascon, 1972 ; Soh, 1990).

Ces schémas nécessitent l'évaluation des aptitudes à la combinaison des géniteurs et des familles par des tests de descendance.

1 : Nifor : Nigerian Institut For Oil palm Reseach (Nigeria)

2 : Cirad : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (France)

3 : Cnra : Centre national de recherche agronomique (Côte d'Ivoire)

4 : Srph : Station de recherche du palmier à huile-Institut national de recherche agronomique du Bénin (Bénin)

5 : Irad : Institut de recherches agronomiques pour le développement (Cameroun)

6 : Socfindo : Société financière d'Indonésie (Indonésie)

7 : Iopri : Indonesian Oil Palm Research Institute (Indonésie)

8 : Porim : Palm Oil Research Institute of Malaysia (Malaisie)

9 : Dami Oprs : Dami Oil Palm Research Station

Etant donné la nature pérenne de la plante, les géniteurs sont conservés pendant de très longues périodes et peuvent être exploités en permanence pour la sortie variétale ou la poursuite de la sélection.

Pour l'Afrique de l'Ouest, le premier cycle de sélection récurrente réciproque a été mis en place en Côte d'Ivoire, au Cameroun et au Bénin dans les années 60, sur 530 descendances. Il a été réalisé sur une base génétique assez large (Gascon *et al.*, 1981) et son exploitation a conduit à sélectionner quinze croisements pour la sortie variétale. Cette forte intensité de sélection (moins de 3 % de croisements retenus) traduit un choix portant sur de nombreux caractères indépendants : production, taux d'extraction, croissance en hauteur, encombrement, et dans une certaine mesure résistance à la fusariose.

Les parents d'un croisement $A_i \times B_j$ sélectionnés étant très hétérozygotes, leur autofécondation conservait une variance génétique importante qui a été exploitée en réalisant un cycle de sélection généalogique à partir des parents des croisements sélectionnés (A_i self $\times B_j$ self). On pouvait ainsi espérer un progrès génétique important tout en préservant certaines caractéristiques du matériel sélectionné au cycle précédent. Ce cycle a été complété en exploitant quelques recombinaisons des meilleurs parents au sein des deux groupes A et B et un peu plus de 900 croisements ont été plantés pour être évalués [$(A_i \times A_j) \times B_j$ self ou A_i self $\times (B_i \times B_j)$ ou $(A_i \times A_j) \times (B_i \times B_j)$].

Un programme de recombinaison intra-groupe entre les meilleurs parents du premier cycle a été entrepris à peu près en même temps. Deux générations ont pu être réalisées. Les recombinaisons qui en résultent ont en général quatre grands-parents du premier cycle, rarement trois ou deux s'il y a eu autofécondation en première génération. Ce programme est progressivement enrichi en y intégrant des matériels nouveaux après évaluation de leur aptitude à la combinaison (Adon *et al.*, 1995) ou en introduisant des matériels testés d'autres centres de recherche.

Afin de proposer une stratégie pour une exploitation optimale de ces recombinaisons dans un nouveau cycle de sélection, sans pour autant négliger la sortie variétale, l'intérêt de l'autofécondation et de la recombinaison sont évalués. Les effets de ces deux systèmes de reproduction sur la moyenne et la variance des composantes de la production d'huile ont été comparés.

Matériel et méthode

Dispositif expérimental

Les tests de descendances utilisés pour cette étude sont ceux du cycle d'amélioration variétale mis en place dans quatre sites : la station Cnra de La Mé en Côte d'Ivoire, la station Irad de La Dibamba au Cameroun, la station Socfindo de Bangun Bandar en Indonésie et le bloc génétique Cirad-Socfindo d'Aek Kwasan en Indonésie. Leurs caractéristiques principales ont été présentées par Cochard *et al.* (1993).

Le dispositif expérimental est soit en blocs complets avec six répétitions, soit en lattices carrés équilibrés (Cochran et Cox, 1957) et la densité de plantation est de 143 arbres par hectare. Un croisement témoin (LM 2 T \times DA 10 D) est commun à la plupart des essais et d'autres croisements sont communs à plusieurs essais, permettant de relier les résultats des essais entre eux.

Matériel végétal

Le matériel végétal se compose de croisements Deli \times La Mé. Ils sont regroupés dans différentes populations hybrides selon les familles parentales. Ces familles sont de deux types, des autofécondations (A_i self ou B_j self) et des recombinaisons ($A_i \times A_j$) ou ($B_i \times B_j$). Il y a donc quatre types de populations hybrides : A_i self $\times B_j$ self, ($A_i \times A_j$) $\times B_j$ self, A_i self $\times (B_i \times B_j)$, ($A_i \times A_j$) $\times (B_i \times B_j)$.

Le tableau 1 récapitule les différentes populations hybrides étudiées ainsi que le nombre de croisements par population. Certaines populations ne sont représentées que par très peu de croisements.

Les grands-parents du groupe A sont des dura Deli. Ils proviennent de :

- la plantation expérimentale Robert Michaux de Dabou en Côte d'Ivoire, plantée dans les années 20 avec des graines commerciales dura Deli de la Socfindo. Les Deli Dabou choisis sont DA 3 D, DA 5 D, DA 8 D, DA 10 D et DA 115 D ;
- des dura Deli de la Socfin (Malaisie) ont été introduits en Côte d'Ivoire après la seconde guerre mondiale. Ce matériel descend aussi de matériel dura Deli de Socfindo (Indonésie). On a retenu LM 269 D et LM 404 D dans deux familles.

Pour le groupe B, LM 2 T, LM 5 T et LM 10 T appartiennent à la population BRT 10 plantée en 1928 à la station de La Mé en Côte d'Ivoire.

Observations

La production de régimes par arbre est observée à partir de l'entrée en production. Les résultats présentés sont ceux de quatre années consécutives à l'âge adulte, en général 6 à 9 ans. La qualité du régime et du fruit est déterminée par l'analyse d'un échantillon de 60 à 80 régimes prélevés sur 30 à 40 arbres par descendance à l'âge adulte.

Expression des résultats

La production d'huile est environ deux fois plus élevée dans les essais plantés en Indonésie que dans ceux plantés en Afrique pour les mêmes matériels. Cependant Cochard *et al.* (1993) et Cao (1995) ont montré l'absence d'interaction

Tableau 1. Populations hybrides étudiées et nombre de croisements.
Hybrid populations studied and number of crosses.

		Familles de parents tenera et pisifera (groupe B) Tenera and pisifera parent families (group B)					
		LM 2 T self	LM 5 T self	LM 10 T self	LM 2 T \times LM 5 T	LM 2 T \times LM 10 T	LM 5 T LM 10 T
Familles de parents dura (groupe A)	DA 3 D self	22	6	3	11	5	2
	DA 5 D self	6	11	4	2	1	
	DA 10 D self	164					
	DA 115 D self	78	1	2		3	3
	LM 269 D self	35	3		1	1	
Dura parent families (group A)	LM 404 D self	67					
	DA 5 D \times DA 3 D	40	2	2	3	4	7
	DA 10 D \times DA 3 D	34					
	DA 115 D \times DA 3 D	9		7	2	4	
	LM 404 D \times DA 10 D	64		11	2	2	
	LM 404 D \times DA 115 D	8	1	11	4	4	2
	LM 404 D \times DA 3 D	2					
	LM 269 D \times DA 115 D	34	6	14	5	2	
	DA 8 D \times DA 115 D					1	
	DA 8 D \times LM 269 D	18		2	1	3	

génotype x environnement dans ce réseau d'essais et la possibilité d'exprimer les résultats en fonction du croisement témoin LM 2 T x DA 10 D. Tous les résultats sont donc exprimés en fonction de ce témoin dont les caractéristiques sont données dans le tableau 2 pour deux situations.

Méthode d'étude de l'incidence du régime de reproduction

Nous avons comparé la valeur en croisement de deux familles issues d'autofécondations des géniteurs G1 et G2 appartenant à un même groupe (A ou bien B) à celle du croisement entre ces géniteurs (G1 x G2). Cela est possible chaque fois que ces trois familles sont testées en croisement avec une même famille de l'autre groupe qui sert de testeur. On dispose alors de trois populations de « cousins » chacune composée de descendance « pleins frères ». La figure 1 illustre par un exemple ce type de comparaison.

Nous avons évalué l'effet des deux régimes de reproduction (autofécondation et croisement) en estimant les écarts à l'additivité. Ceux-ci s'obtiennent en comparant la moyenne de la population issue du croisement à celle des deux populations issues d'autofécondation. En effet, Jacquemard *et al.* (1981) ont montré que, pour ces caractères, la moyenne d'une population hybride A1 self x B1 self était la même que celle du croisement A1 x B1. La comparaison des coefficients de variation entre descendance permet d'évaluer le gain obtenu par sélection dans chaque situation.

Résultats

Incidence de la recombinaison sur la moyenne des caractères

Les caractéristiques moyennes de la production d'huile des populations hybrides sont données dans le tableau 3 pour les po-

pulations représentées par au moins cinq croisements. La figure 2 illustre les comparaisons entre populations pour la production d'huile, la production de régimes et le taux d'extraction.

Les différences entre populations sont relativement importantes pour la production d'huile car elles vont de 100 à 122 % du témoin, ce qui correspond à un écart de 3,1 à 3,8 tonnes d'huile/ha/an en Afrique (La Mé) pour une moyenne de 3,4 t, et de 6,3 à 7,5 t en Indonésie (Aek Kwasan) pour une moyenne de 6,9 t. Ces différences sont moins marquées pour les composantes du taux d'extraction que pour les deux composantes de la production de régime.

Incidence de la recombinaison dans l'origine Deli

Le tableau 3 et la figure 2 montrent que les caractéristiques moyennes des populations dont les parents sont issus de recombinaison dans le groupe Deli sont en général intermédiaires à celles dont les parents sont issus d'autofécondations. L'écart à l'additivité est généralement assez faible comme le montre le tableau 4. Il y a cependant des exceptions, en particulier pour le nombre de régimes et le poids moyen du régime. La plus importante concerne la recombinaison DA 10 D x DA 3 D pour laquelle on observe un écart de + 10,5 pour le nombre de régimes et de - 11,4 pour le poids moyen du régime avec LM 2 T self comme famille testeur. La compensation des écarts sur les deux composantes conduit à un écart très faible pour le poids total de régimes (+ 1,4).

Cet écart est en général légèrement négatif pour le taux d'extraction sans que l'on puisse en attribuer la cause à l'une des trois composantes. La production d'huile

Figure 1. Exemple de comparaison de deux familles issues d'autofécondations avec celle issue du croisement de leurs parents. Dans cet exemple LM 2 T self est la famille testeur. *Sample comparison of two families obtained by selfing with that obtained by crossing their parents. In this instance LM 2 T self was the tester family.*

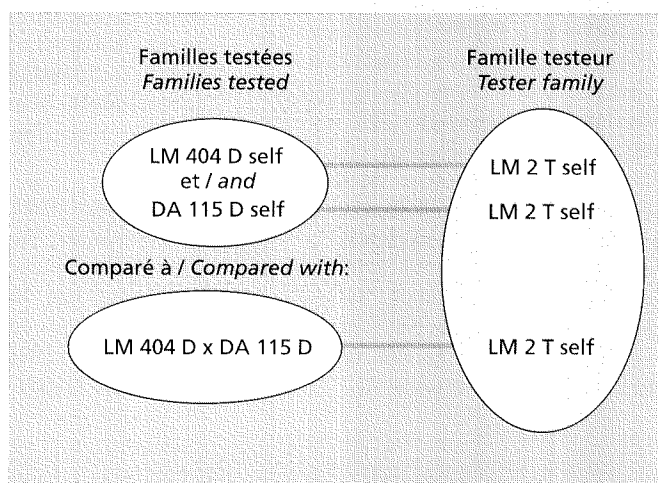


Tableau 2. Caractéristiques moyennes du croisement témoin LM2T x DA10D en Côte d'Ivoire et en Indonésie. *Mean characteristics of the LM2T x DA 10D control cross in Côte d'Ivoire and Indonesia.*

	Caractéristiques du régime et du fruit <i>Bunch and fruit characteristics</i>					Production par an <i>Production per year</i>			
	Nombre de répétitions <i>Number of replicates</i>	Fruit/régime <i>Fruit/bunch</i>	Pulpe/fruit <i>Mesocarp/fruit (%)</i>	Huile/pulpe <i>Oil/mesocarp (%)</i>	Huile/régime industriel (1) <i>Industrial extraction rate (1) (%)</i>	Nbre de régimes <i>No. of bunches</i>	Poids de régimes (kg/arbre) <i>FFB (kg/palm)</i>	Poids moyen (kg) <i>Mean weight (kg)</i>	Huile (t/ha) (2) <i>Oil (t/ha) (2)</i>
Station de La Mé / <i>La Mé station, Côte d'Ivoire</i>	27	59,1	77,1	51,9	20,2	11	113,6	11,1	3,1
Aek Kwasan, Indonésie / <i>Indonesia</i>	10	61,8	78,8	53,9	22,5	16,9	212,3	13,1	6,4

(1) % huile/régime théorique x 0,855 pour tenir compte du choix des régimes analysés et du rendement de l'usine / *Theoretical oil/bunch x 0.855 to take account of the choice of bunches analysed and mill efficiency.*

(2) Production calculée avec 135 arbres/ha pour 143 plantés (5 % de pertes) / *Production calculated with 135 palms/ha for 143 planted (5% losses).*

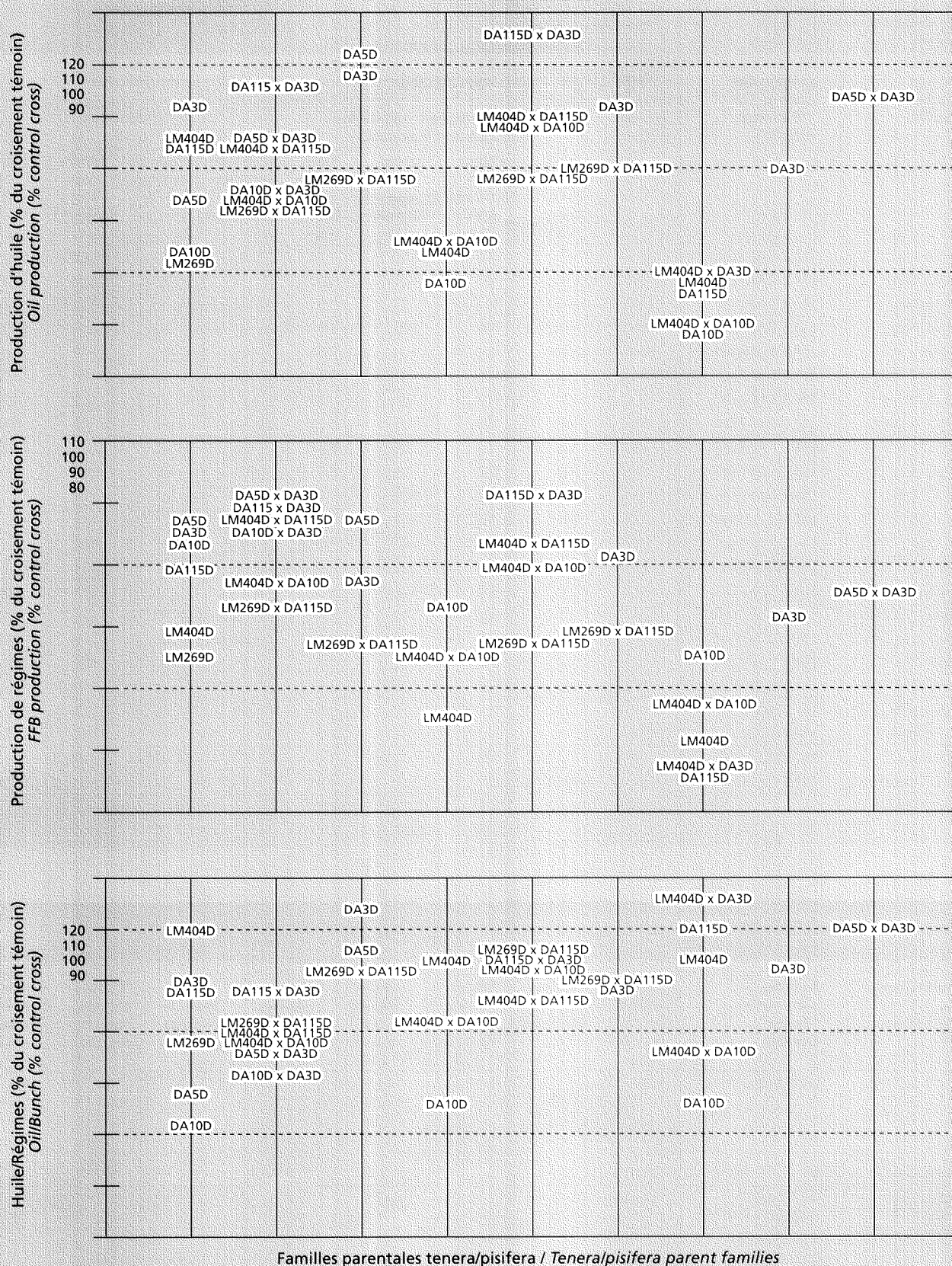


Figure 2. Comparaison des populations hybrides en fonction des familles parentales. Chaque population est identifiée par ses grands-parents *dura* Deli et *tenera* La Mé. / Comparison of the hybrid populations according to parent families. Each population is identified by its Deli *dura* and La Mé *tenera* grandparents.

Tableau 3. Caractéristiques moyennes des différentes populations hybrides en pourcentage du témoin.
Mean characteristics of the different hybrid populations as a percentage of the control.

Origine des parents Deli <i>Deli parent origin</i>	Origine des parents T/P <i>T/P parent origin</i>	Nbre de croisements <i>No. of crosses</i>	Pourcentage du croisement témoin / <i>Percentage of control cross</i>							
			Qualité du régime et du fruit <i>Bunch and fruit quality</i>				Production			
			Fruit/ régime <i>Fruit/ bunch</i> (%)	Pulpe/ fruit <i>Mesocarp/ fruit</i> (%)	Huile/ pulpe <i>Oil/ mesocarp</i> (%)	Huile/ régime <i>Oil/ bunch</i> (%)	Nbre de régimes <i>No. of bunches</i>	Poids de régimes <i>FFB</i>	Poids moyen <i>Mean weight</i>	Huile <i>Oil</i>
DA 3 D AF / self	LM 2 T AF / self	22	109	104	100	114	80	101	127	115
DA 3 D AF / self	LM 5 T AF / self	6	106	106	107	120	78	98	129	118
DA 5 D AF / self	LM 2 T AF / self	6	103	102	97	103	100	103	103	106
DA 5 D AF / self	LM 5 T AF / self	11	108	106	102	117	94	103	109	120
DA 10 D AF / self	LM 2 T AF / self	164	100	101	100	100	101	101	99	101
DA 115 D AF / self	LM 2 T AF / self	78	106	105	101	113	94	99	108	112
LM 269 D AF / self	LM 2 T AF / self	35	104	104	100	108	69	92	135	100
LM 404 D AF / self	LM 2 T AF / self	67	109	109	101	119	88	94	108	112
DA 3 D x DA 5 D	LM 2 T AF / self	40	106	102	98	107	94	105	113	112
DA 3 D x DA 10 D	LM 2 T AF / self	34	105	102	98	105	101	102	102	107
DA 3 D x DA 115 D	LM 2 T AF / self	9	107	104	100	113	91	104	119	117
DA 3 D x DA 115 D	LM 10T AF / self	7	105	108	103	117	95	105	114	122
DA 10 D x LM 404 D	LM 2 T AF / self	64	103	105	100	108	93	98	106	106
DA 10 D x LM 404 D	LM 10T AF / self	11	107	105	102	114	96	99	105	113
DA 115 D x LM 269 D	LM 2 T AF / self	34	106	103	102	110	84	96	118	106
DA 115 D x LM 269 D	LM 5 T AF / self	6	105	107	103	115	76	93	125	107
DA 115 D x LM 269 D	LM 10T AF / self	14	105	106	105	117	80	93	120	108
DA 115 D x LM 404 D	LM 2 T AF / self	8	104	104	100	109	91	103	118	112
DA 115 D x LM 404 D	LM 10T AF / self	11	103	107	103	112	94	101	110	114
DA 3 D AF / self	LM 2T x LM 5 T	11	108	103	103	114	80	100	125	114
DA 3 D AF / self	LM 2T x LM 10T	5	111	101	102	115	67	95	144	109
DA 5 D x DA 3	LM 5T x LM 10T	7	111	106	101	119	83	97	120	116
DA 115 D x LM 269 D	LM 2 T x LM 5 T	5	106	106	102	114	76	94	128	108
Moyenne / <i>Mean</i>			105,9	104,6	101,3	112,3	87,2	98,9	116,7	111,1
CV			2,64	2,19	2,24	5,29	9,97	4,10	11,44	5,66

Tableau 4. Ecart à l'additivité résultant des recombinaisons.
Deviations in relation to additivity resulting from recombination.

Recombinaisons <i>Recombinations</i>	Familles « testeur » "Tester" families	Fruit/ régime <i>Fruit/ bunch</i> (%)	Pulpe/ fruit <i>Mesocarp/ fruit</i> (%)	Huile/ pulpe <i>Oil/ mesocarp</i> (%)	Huile/ régime <i>Oil/ bunch</i> (%)	Nbre de régimes <i>No. of bunches</i>	Poids total de régimes <i>Total FFB</i>	Poids moyen <i>Mean weight</i>	Huile de palme <i>Palm oil</i>
DA 5 D x DA 3 D	LM2T self	0,1	-0,6	-0,7	-1,5	4,2	2,9	-1,9	1,6
DA 10 D x DA 3 D	"	0,2	-0,4	-0,2	-2,2	10,5	1,4	-11,4	-0,8
DA 115 D x DA 3 D	"	0,1	0,0	-0,9	-0,7	3,7	4,0	2,1	3,9
LM 404 D x DA 10 D	"	-0,8	-0,3	-0,2	-1,6	-2,0	1,0	2,2	0,0
LM 269 D x DA 115 D	"	1,2	-1,9	1,0	0,1	2,2	0,5	-3,1	0,5
LM 404 D x DA 115 D	"	-2,8	-1,9	-0,8	-6,8	-0,2	6,2	9,5	0,1
LM 2 T x LM 5 T	DA3D self	0,4	-2,6	-0,9	-3,5	1,2	1,0	-2,3	-2,3
LM 2 T x LM 5 T	LM269D x DA115D	1,0	-0,9	-0,5	1,6	-4,3	-0,3	6,3	1,6
LM 2 T x LM 5 T	6 familles Deli	0,8	-0,3	-0,4	-0,1	1,9	1,4	-1,9	1,8
LM 2 T x LM 10 T	9 familles Deli	0,4	-0,2	-0,7	-0,6	-0,6	-1,3	1,0	-2,0
LM 5 T x LM 10 T	4 familles Deli	1,9	2,8	0,7	6,0	-5,3	-1,8	2,8	3,9

de palme est presque toujours au moins égale, sinon supérieure, à celle estimée en ne considérant que les effets additifs.

Incidence de la recombinaison dans l'origine La Mé

Une seule recombinaison du groupe B, LM 2 T x LM 5 T peut être étudiée, et il n'y a pas d'écart significatif au modèle additif. Cela est confirmé par l'étude de quelques familles parentales tenera ou pisifera (LM 2 T x LM 5 T, LM 2 T x LM 10 T, LM 5 T x LM 10 T) peu représentées lorsque les résultats sont regroupés en fonction de plusieurs populations Deli (tableau 4).

Variabilité intrapopulation

Les coefficients de variation (CV) intercroisements au sein des populations sont présentés dans le tableau 5.

Il n'y a pas de différences évidentes entre types de populations. Cependant, les

populations dont les familles parentales sont toutes deux des recombinaisons ont une variabilité intercroisements un peu plus élevée que les autres pour la production de régimes entraînant une variabilité intercroisement également un peu plus forte pour la production d'huile.

L'expression des résultats en fonction du croisement témoin étant une source de variation supplémentaire (l'interaction génotype x environnement est faible mais certainement pas nulle), on a comparé la variance, calculée sur les données brutes, de quelques populations bien représentées dans les mêmes essais ou au moins dans des essais plantés dans le même site la même année. Les résultats sont présentés dans le tableau 6. On ne constate pas d'effet net de la recombinaison sur la variabilité intercroisement des populations.

Structure de la variabilité génétique

Sur le même réseau d'essai, Cao (1995) a partagé la variance des aptitudes générales à la combinaison (Agc) dans chaque groupe en deux composantes : variance entre populations hybrides et variance entre croisements au sein de chaque population (tableau 7). Dans les autofécondations de géniteurs La Mé, c'est cette dernière qui prédomine, alors que c'est le contraire dans l'origine La Mé. La recombinaison tend à accroître la part relative de la variance intrapopulation, surtout chez les Deli.

Discussion

Avantages et limites du régime de reproduction par autofécondation

L'amélioration génétique du palmier à huile est conduite selon un schéma récur-

Tableau 5. Coefficients de variation intercroisements des différentes populations hybrides (CV %).
Coefficients of variation between crosses for the different hybrid populations (CV %).

Origine des parents Deli <i>Deli parent origin</i>	Origine des parents T/P <i>T/T parent origin</i>	Nbre de croisements <i>No. of crosses</i>	Qualité du régime et du fruit <i>Bunch and fruit quality</i>				Production			
			Fruit/régime <i>Fruit/bunch (%)</i>	Pulpe/fruit <i>Mesocarp/fruit (%)</i>	Huile/pulpe <i>Oil/mesocarp (%)</i>	Huile/régime <i>Oil/bunch (%)</i>	Nbre de régimes <i>No. of bunches</i>	Poids de régimes <i>FFB</i>	Poids moyen <i>Mean weight</i>	Huile <i>Oil</i>
DA 3 D AF / self	LM 2 T AF / self	22	2,8	2,7	4,6	5,4	10,3	6,8	11,3	7,0
DA 3 D AF / self	LM 5 T AF / self	6	3,7	2,2	2,7	5,7	17,7	4,5	23,8	7,7
DA 5 D AF / self	LM 2 T AF / self	6	7,3	3,1	2,9	10,6	12,5	6,5	10,2	14,9
DA 5 D AF / self	LM 5 T AF / self	11	5,2	3,7	2,8	7,7	10,8	4,1	10,9	9,1
DA 10 D AF / self	LM 2 T AF / self	164	4,5	3,1	2,9	6,5	11,0	7,6	9,0	9,8
DA 115 D AF / self	LM 2 T AF / self	78	3,5	2,5	3,5	6,1	8,6	5,9	6,6	6,1
LM 269 D AF / self	LM 2 T AF / self	35	3,8	4,0	2,7	6,3	11,3	6,6	12,0	8,3
LM 404 D AF / self	LM 2 T AF / self	67	3,9	1,8	2,9	5,9	11,6	6,3	8,9	9,1
DA 3 D x DA 5 D	LM 2 T AF / self	40	4,1	3,1	4,5	6,2	9,1	6,7	8,1	8,6
DA 3 D x DA 10 D	LM 2 T AF / self	34	4,6	2,7	2,8	7,1	10,3	5,9	8,0	7,9
DA 3 D x DA 115 D	LM 2 T AF / self	9	3,7	3,1	2,9	8,3	9,9	4,1	12,0	8,5
DA 3 D x DA 115 D	LM 10 T AF / self	7	2,8	1,3	1,8	3,6	10,5	4,8	12,8	5,7
DA 10 D x LM 404 D	LM 2 T AF / self	64	4,4	2,9	3,0	6,8	11,6	5,9	9,6	9,0
DA 10 D x LM 404 D	LM 10 T AF / self	11	3,2	2,8	3,4	4,9	8,9	4,4	8,6	6,0
DA 115 D x LM 269 D	LM 2 T AF / self	34	3,0	3,2	2,2	4,7	10,5	9,5	10,5	8,4
DA 115 D x LM 269 D	LM 5 T AF / self	6	4,0	2,1	1,2	5,0	14,3	8,0	16,9	8,1
DA 115 D x LM 269 D	LM 10 T AF / self	14	3,1	2,6	2,2	4,6	14,0	5,7	13,1	6,5
DA 115 D x LM 404 D	LM 2 T AF / self	8	1,9	2,2	1,0	3,4	20,4	11,5	11,8	10,8
DA 115 D x LM 404 D	LM 10 T AF / self	11	3,5	1,8	2,2	5,0	12,7	5,8	9,6	8,0
DA 3 D AF / self	LM 2 T x LM 5 T	11	2,3	3,7	3,9	3,8	8,6	5,1	8,8	4,8
DA 3 D AF / self	LM 2 T x LM 10 T	5	3,1	3,4	6,3	6,9	16,8	4,7	14,6	9,0
DA 5 D x DA 3 D	LM 5 T x LM 10 T	7	4,4	2,6	3,3	5,4	15,2	7,1	9,4	10,3
DA 115 D x LM 269 D	LM 2 T x LM 5 T	5	3,5	3,5	2,6	6,9	15,8	9,2	13,7	13,3
Moyennes / Means (1)										
A self x B self			4,5	2,9	3,1	6,9	11,6	6,2	11,6	9,1
(Ai x Aj) x B self			3,5	2,6	2,4	5,4	12,0	6,5	11,0	8,0
A self x (Bi x Bj)			2,7	3,5	5,1	5,4	12,7	4,9	11,7	6,9
(Ai x Aj) x (Bi x Bj)			4,0	3,0	3,0	6,2	15,5	8,1	11,0	11,8

(1) La valeur pour chaque type de population est la moyenne des CV des populations qui le compose. / The value for each population is the mean of the CVs for the constituent populations.

Tableau 6. Comparaison de la variabilité intrapopulation dans quelques essais.
Comparison of within-population variability in some trials.

	Nombre de croisements No. of crosses	Coefficients de variation intercroisements Coefficients of variation between crosses		
		Taux d'extraction Extraction rate	Production de régimes FFB production	Production d'huile Oil production
Essai / Trial: AK GP 3 (Aek Kwasan, Indonésie / Indonesia)				
DA 115 D self x LM 2 T self	8	4,3	3,9	4,7
LM 404 D self x LM 2 T self	8	3,5	6,9	6,5
(LM 404 D x DA 10 D) x LM 2 T self	8	4,9	4,8	3,6
Essai / Trial : AK GP 2 DA 10 D self x LM 2 T self	24	6,5	4,2	6,7
Essai / Trial: AK GP 11 (Aek Kwasan, Indonésie / Indonesia)				
LM 404 D self x LM 2 T self	8	5,8	4,8	5,6
(DA 10 D x DA 3 D) x LM 2 T self	9	7,1	5,4	9,2
Essai / Trial: BB GT 17 (Bangun Bandar, Indonésie / Indonesia)				
DA 115 D self x LM 2 T self	16	4,5	6,6	5,5
LM 404 D self x LM 2 T self	16	4,2	6,8	8,2
(LM 269 D x DA 115 D) x LM 2 T self	18	4,5	6,5	7,2
Essai / Trial: LM GP 30 (La Mé, Côte d'Ivoire)				
DA 10 D self x LM 2 T self	23	7,5	6,9	8,6
LM 404 D self x LM 2 T self	24	6,0	6,0	8,2
LM 404 D x DA 10 D x LM 2 T self	24	7,9	7,3	11,4
Essai / Trial: LM GP 47 et / and LM GP 48 (La Mé, Côte d'Ivoire)				
DA 3 D self x LM 2 T self	22	5,4	6,8	7,0
DA 3 D self x LM 5 T self	6	5,7	4,5	7,7
DA 3 D self x (LM 2 T x LM 5 T)	11	3,8	5,1	4,8
DA 3 D self x (LM 2 T x LM 10 T)	5	6,9	4,7	9,0

rent réciproque à partir de palmiers très hétérozygotes (Ghesquière, 1984 et 1985). La variance génétique importante qui subsiste dans leur autofécondation peut être exploitée en réalisant un cycle de sélection généalogique à partir d'un croisement A x B.

L'avantage d'une telle étape est triple. L'hétérozygotie des parents garantit en général un progrès génétique important. Nous avons vu qu'il pouvait être du même ordre de grandeur qu'après recombinaison ce qui avait également été souligné par Cochard *et al.* (1993) et par Cao (1995). De plus, il est facile de conserver dans le matériel sélectionné les caractères secondaires favorables du croisement parental (encombrement, hauteur, résistance à la fusariose...). Enfin, dans la mesure où on dispose des autofécondations pour la sortie variétale (Jacquemard *et al.*, 1981), ce cycle de sélection peut être mis en place rapidement avant un cycle de recombinaison.

Cette étape est également très efficace pour éliminer le fardeau génétique dans la mesure où les géniteurs testés sont repris ensuite dans un programme de recombinaison.

Tableau 7. Structure de la variance des aptitudes générales à la combinaison (d'après Cao, 1995). / Structure of variance of general combining abilities (after Cao, 1995).

Population hybride Hybrid population	Caractère Character	Part de la variance des Agc due à l'hétérogénéité intrapopulations hybrides exprimée en % Share of GCA variance due to within-hybrid population heterogeneity (%)	
		Groupe A Group A (Deli)	Groupe B Group B (La Mé)
Ai self x Bi self	Nombre de régimes No. of bunches	16	64
	Poids moyen du régime Mean bunch weight	32	88
	% fruit/régime Fruit/bunch %	7	73
	% pulpe/fruit Mesocarp/fruit %	23	83
	% huile/pulpe Oil/mesocarp %	68	72
(AixAj) (BixBj)	Nombre de régimes No. of bunches	53	95
	Poids moyen du régime Mean bunch weight	59	78
	% fruit/régime Fruit/bunch %	44	97
	% pulpe/fruit Mesocarp/fruit %	65	83
	% huile/pulpe Oil/mesocarp %	62	57

En revanche, il n'apparaît pas utile de réaliser une seconde génération d'autofécondations. L'hétérozygotie a été diminuée de moitié si bien que le progrès génétique attendu serait diminué en proportion, pour des moyens matériels et humains identiques et un taux de sélection égal. Sauf cas très exceptionnel, il y a peu d'avantages à poursuivre dans cette voie (Sprague et Brimhall, 1950).

Avantages et écueils du régime de reproduction par recombinaison

Pour garantir un progrès génétique à long terme, il faut utiliser une base génétique large et recombiner les génotypes (Gallais, 1990a). Cependant dans le cas du palmier à huile, pour chaque groupe, la recombinaison au sein de populations à base génétique étroite, telles que définies par Rosenquist (1986) est insuffisante et il faut réaliser des recombinaisons entre ces populations. Or elles présentent souvent des différences marquées pour plusieurs caractères. Pour les caractères de production, nous venons de voir que des populations issues de recombinaisons sont en général proches de la valeur moyenne de ceux des populations correspondantes issues d'auto-fécondation. Cela est aussi vrai pour la croissance en hauteur.

Lorsque le sélectionneur souhaite, pour certains caractères, maintenir une valeur minimale, par exemple pour le poids moyen des régimes ou pour le taux d'extraction, il devra éviter d'utiliser dans les recombinaisons des parents trop faibles pour ce caractère.

Dans un autre domaine, la résistance à la fusariose, le choix des géniteurs doit être

judicieux. De nombreuses populations présentent des sources de résistance, cependant, la plupart du temps, les arbres qui transmettent ce caractère sont rares (Renard *et al.*, 1980). De plus l'hérédité de ce caractère est encore mal connue même si on observe peu d'écart à un modèle additif (Meunier *et al.*, 1979).

En outre, le sélectionneur est limité par le nombre de générations de recombinaison qu'il peut faire sur une plante pérenne comme le palmier à huile. Il lui sera difficile d'accumuler plus de quelques gènes favorables dans les génotypes après une seule génération de recombinaison. Une seconde génération de recombinaison permet d'observer des caractères en disjonction et facilite la sélection.

Par ailleurs, il reste difficile de prédire l'évolution de la variance observée dans les recombinaisons. En effet, la variance intercroisements dépend des effets additifs mais également d'autres facteurs comme l'épistasie additive x additive ou encore le déséquilibre de liaison qui selon le cas (couplage ou répulsion), réduit ou augmente la variance intercroisements au profit de la variance intracroisement (Cao, 1995).

Le résultat est que la variance entre les croisements issus de géniteurs recombines est difficile à prévoir. Ainsi, il est difficile de prendre en compte un effet lié aux distances génétiques entre matériel et de l'intégrer, *a priori*, dans notre raisonnement. Il est admis qu'il y aura une augmentation de la variance et que cela augmentera l'efficacité de nos sélections sans pouvoir la quantifier *a priori*. Si les avantages à

moyen terme de la recombinaison sont indéniables, à court terme il convient d'éviter certains écueils pour optimiser nos chances de création de bons hybrides. Il s'agit donc de définir une stratégie qui prenne en compte les avantages de la recombinaison tout en évitant, autant que possible, les inconvénients à court terme.

Stratégie pour l'utilisation des recombinaisons

Base génétique disponible

En deux générations, des recombinaisons à quatre grands-parents issus de géniteurs prouvés du premier cycle de sélection ou de géniteurs introduits améliorés au préalable ont été réalisées.

En effet, le matériel issu de populations subspontanées, rassemblé dans les stations de recherche après prospection dans les centres de culture traditionnels du palmier à huile, présente une valeur agronomique généralement faible. En raison de leur effet sur la moyenne des caractères sélectionnés, l'intégration dans les recombinaisons de ces génotypes ne peut se faire qu'après un travail préalable d'amélioration et de choix des meilleurs génotypes de ces populations (Adon, 1995).

Par exemple, à la station de La Mé, des géniteurs de deux populations ont ainsi été intégrés : l'origine Angola dans le groupe A (Adon, 1998) et l'origine Yocoboue (Côte d'Ivoire) dans le groupe B. D'autres origines sont en cours d'évaluation et seront intégrées plus tard.

Pour chaque groupe, les recombinaisons interorigines ont été privilégiées pour exploiter au mieux la base génétique disponible (tableau 8).

Tableau 8. Base génétique utilisée pour les recombinaisons intragroupe préparées à la Mé (Cnra, Côte d'Ivoire).
Genetic base used for within-group recombinations prepared at La Mé (CNRA, Côte d'Ivoire).

Groupe de sélection récurrente Recurrent selection group	Population d'origine Original population	Nombre de géniteurs grand-parentaux No. of grand-parents	Remarque Comment
Groupe A / Group A	Deli de Dabou / Dabou Deli	9	Géniteurs prouvés / Tested parents
	Deli de Socfin / Socfin Deli	5	Géniteurs prouvés / Tested parents
	Angola	2	Matériel d'introduction Introduced material
	94 recombinaisons interorigines (dont 57 Deli-Angola) et 19 recombinaisons intraorigine 94 between-origin recombinations (including 57 Deli-Angola) and 19 within-origin recombinations		
Groupe B / Group B	La Mé	6	Géniteurs prouvés / Tested parents
	Yangambi	3	Géniteurs prouvés / Tested parents
	Sibiti	2	Géniteurs prouvés / Tested parents
	Yocoboué	2	Matériel d'introduction Introduced material
	Nifor	4	Géniteurs prouvés / Tested parents
	78 recombinaisons interorigines et 6 recombinaisons intraorigine 78 between-origin recombinations and 6 within-origin recombinations		

Valeur des parents recombinés

Les parents recombinés ont en général des valeurs différentes pour certains caractères. Il faut distinguer deux cas qui autorisent chacun un traitement différent.

Dans le premier cas, les différences entre les parents portent sur les caractères multiplicatifs de la production : nombre de régimes, poids moyen des régimes, pourcentage de fruits sur régime, de pulpe sur fruit ou d'huile sur pulpe. Elles peuvent se compenser entre elles et ne pas avoir d'influence sur la valeur moyenne de la production d'huile. Il est alors possible de tirer parti des caractères en disjonction compte tenu de la double recombinaison.

Dans le second cas, les différences portent sur des caractères intéressants directement la qualité du matériel, par exemple le taux d'extraction, la croissance en hauteur, l'encombrement et la résistance à la fusariose. Pour ces caractères, la valeur du matériel issu de la recombinaison sera le

plus souvent proche de la moyenne de celle des deux parents. On ne pourra pas sélectionner efficacement sur plusieurs caractères et cela risque de conduire à une régression par rapport au meilleur parent sur des qualités pourtant essentielles. Pour retrouver les phénotypes parentaux, il est possible de réaliser une autofécondation des palmiers issus des recombinaisons. Cette étape demande malheureusement du temps (environ dix ans) et retarde donc la phase de test des géniteurs (croisements groupe A x groupe B).

Ainsi se dessine une stratégie qui distingue deux voies de recombinaisons (figure 3).

La première concerne les recombinaisons entre matériels dont les moyennes sont peu différentes pour les caractères de production, mais où il sera éventuellement possible d'exploiter d'autres caractères en disjonction. La valeur des géniteurs issus

de ces recombinaisons est évaluée directement par des tests de descendance inter-groupes.

Un exemple de recombinaison de ce type est donné ci-dessous pour quatre grands-parents et le seul caractère de résistance à la fusariose (même si en pratique d'autres caractères importants doivent également être pris en compte) :

Si GP1 et GP3 sont les grands-parents qui transmettent une bonne résistance à la fusariose et GP2 et GP4 les grands-parents qui transmettent une résistance à la fusariose faible, il existe dans [(GP1 x GP2) x (GP3 x GP4)] des individus qui vont transmettre une bonne résistance à cette maladie, *a priori* de même niveau que celle des grands-parents 1 et 3.

Figure 3. Représentation schématique de la stratégie pour l'utilisation des recombinaisons.
Diagram of the strategy for using recombinaisons.

Temps (années) Time (years)	Ensemble 1 Approach 1	Ensemble 2 Approach 2
0-5	Réalisation des recombinaisons intragroupes <i>Within-group recombinaisons</i>	
3-15	Observation de la valeur propre des recombinaisons Définition des ensembles <i>Observation of the specific value of recombinaisons</i> <i>Definition of approach</i>	
12-18	Test des géniteurs sur descendance inter-groupe <i>Parent tests on between-group progenies</i>	Autofécondation du matériel recombiné <i>Selfing of recombined material</i>
15-28	Observation de la valeur des géniteurs en croisements <i>Observation of parent combining ability</i>	Observation de la valeur propre des autofécondations <i>Observation of specific merits of selfs</i>
22-28	• Premières sorties variétales <i>First varietal outputs</i> • Mise en place du cycle de sélection généalogique <i>Preparation of pedigree selection cycle</i>	Test des géniteurs sur descendance inter-groupe <i>Parent tests on between-group progenies</i>
25-38	Observation de la valeur des géniteurs en croisements <i>Observation of parent combining ability</i>	Observation de la valeur des géniteurs en croisements <i>Observation of parent combining ability</i>
32-38	Sorties variétales après sélection généalogique <i>Varietal outputs after pedigree selection</i>	Premières sorties variétales <i>First varietal outputs</i>

L'exploitation pour la sortie variétale se fera en reproduisant les meilleurs croisements dès la fin des tests sur descendance. Dans un second temps, un cycle de sélection généalogique est réalisé à partir des meilleures descendance.

La seconde porte sur les recombinaisons entre parents dont des qualités importantes sont nettement différentes : en supposant que GP2 et GP3 sont intervertis, alors on trouve difficilement dans [(GP1 x GP2) x (GP3 x GP4)] des géniteurs nettement résistants. Dans ce cas, on réalise d'abord une génération en autofécondation, et les tests de valeur des géniteurs sur les descendance intergroupes ne sont réalisés qu'après. L'exploitation pour la sortie variétale se fait environ dix ans après la première partie. Cependant la génération d'autofécondation aura permis une structuration différente de la variance génétique au profit de la variance interdescendance (Gallais, 1990b), et la valeur du matériel obtenu sera au même niveau que celle du premier ensemble après le cycle de sélection généalogique.

La distance génétique entre parents peut être prise en compte de façon similaire : si la distance est faible les recombinaisons seront plutôt traitées selon la première voie, alors que la seconde voie sera privilégiée pour de grandes distances.

En pratique les deux voies sont complémentaires. En effet, la préparation puis la plantation des tests de géniteurs pour l'ensemble 1 demande plusieurs années et des surfaces importantes : environ 300 ha pour

100 géniteurs testés dans chacun des groupes A et B. En revanche, la génération d'autofécondations du second ensemble, qui ne demande que peu de surface, est au départ facile à mettre en œuvre (environ 18 ha pour un nombre de géniteurs équivalent). La figure 3 résume, avec une échelle de temps indicative, cette stratégie.

Conclusion

Le palmier à huile est une plante pérenne dont le cycle de culture est d'une trentaine d'années. Les programmes de sélection tirent parti des bonnes corrélations existant entre la production mesurée durant les dix premières années de culture et celle du cycle de culture complet. Les tests de géniteurs sont suivis d'une étape de recombinaison qui demande un temps d'évaluation équivalent, augmenté des délais pratiques de mise en œuvre, généralement 3 à 6 ans. C'est pourquoi les sélectionneurs anticipent en général sur les résultats des tests de géniteurs et plantent les recombinaisons avant la fin des essais, quitte à n'en utiliser ensuite qu'une partie.

Vouloir développer un schéma qui intègre entre chaque test de géniteurs des phases de recombinaison simple ou double ou encore des phases d'autofécondation, dont on connaît l'utilité pour structurer avantageusement la variabilité, risque de retarder beaucoup les premières sorties variétales.

La stratégie que nous venons de présenter permet de concilier les avantages de

deux systèmes de reproduction – recombinaison et autofécondation – tout en préservant la sortie variétale qui est la justification première de tout programme d'amélioration. Notre proposition permet l'utilisation des recombinaisons issues de géniteurs aux qualités nettement différentes sur certains caractères essentiels – par exemple la résistance à la fusariose – dont les caractéristiques moyennes insuffisantes pourront être corrigées par une génération d'autofécondation. Les autres recombinaisons sont exploitées directement. Dans ce cas, on a une sortie variétale rapide dont la valeur sera encore améliorée à l'issue d'un cycle de sélection généalogique.

Au-delà de la démarche présentée ici et de manière plus générale, il est utile de prendre également en compte les distances génétiques entre les géniteurs sur la variance. Aujourd'hui, ils ne sont pas connus et font l'objet d'autres travaux pour tenter de les évaluer.

Remerciements

Les résultats cités dans cet article ont été obtenus dans des essais menés sur les stations de recherche de La Mé (Cnra, Côte d'Ivoire), La Dibamba (Ira Cameroun), Bangun Bandar (Socfindo, Indonésie), et dans le bloc génétique Cirad-Socfindo d'Aek Kwasan (Indonésie). Les auteurs remercient chaleureusement la direction et le personnel de ces stations pour leur collaboration.

Bibliographie / References

- ADON B., 1995. Evaluation des introductions de palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) : utilisation dans le schéma de sélection réciproque. Génétique et amélioration des production végétales. Abidjan, Côte d'Ivoire, Faculté des sciences et techniques : 117.
- ADON B., BAUDOUIN L., DURAND-GASSELIN T., KOUAMÉ B., 1998. Utilisation de matériel non amélioré pour la sélection du palmier à huile : l'origine Angola. Plantations, recherche, développement 5 (3) : 201-207.
- BAUDOUIN L., CAO T.V., GALLAIS A., 1995. Analysis of the genetic effects for several traits in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) populations. I. Population means. Theor. Appl. Genet. (90) : 561-570.
- BÉNARD G., MALINGRAUX C., 1965. La production de semences sélectionnées de Palmier à huile à l'IRHO. Principe et réalisation. Oléagineux 20 (5) : 297-302.
- BREURE C.J., KONIMOR J., ROSENQUIST E.A., 1982. Oil palm selection and seed production at DAMI Oil Palm Research Station, Papua New Guinea. Oil palm News, 26 : 2-17.
- CAO T.V., 1995. Organisation de la variabilité génétique chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Conséquences pour l'amélioration des populations et la création variétale. Institut National Agronomique. Paris Grignon, France, Institut National Agronomique : 200.
- COCHARD B., NOIRET J. M., BAUDOUIN L., FLORI A., AMBLARD P., 1993. Second cycle reciprocal recurrent selection in oil palm, *Elaeis guineensis* Jacq. - Results of deli x La Mé hybrids tests. Oléagineux 48 (11) : 441-451.
- COCHRAN W.G., COX G.M., 1957. Experimental designs. New York, Etats-Unis, John Wiley, 611 p.
- GALLAIS A., 1990a. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Masson éd., Paris, France, p. 26-44.
- GALLAIS A., 1990b. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Masson éd., Paris, France, p. 402-405.
- GASCON J.P., JACQUEMARD J.C., HOUSOU M., BOUTIN D., CHAILLARD H., KAMGA FONDJO F., 1981. La production de semences sélectionnées de palmier à huile *Elaeis guineensis*. Oléagineux 36 (10) : 475-486.
- GHESSQUIERE M., 1984. Polymorphisme enzymatique chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) : I. Contrôle génétique de neuf systèmes enzymatiques. Oléagineux 39 (12) : 561-571.
- GHESSQUIERE M., 1985. Polymorphisme enzymatique chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) : II. Variabilité et structure génétique de sept origines de palmiers. Oléagineux 40 (11) : 529-536.
- HARTLEY C.W.S., 1988. The Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Tropical Agriculture Series, Essex, Longman Scientific & Technical éd., Third Edition, 762 p.
- JACQUEMARD J. C., MEUNIER J., BONNOT F., 1981. Etude génétique de la reproduction d'un croisement chez le palmier à huile *Elaeis guineensis*. Application à la production de semences sélectionnées et à l'amélioration. Oléagineux 36 (7) : 343-352.
- LEE CHONG HEE, YEOW KHENG HOE, 1965. Progress in breeding and selection for seed production at HMPB OIL Palm Research Station. Planter 61 (706) : 18-31.
- MEUNIER J., GASCON J. P., 1972. Le schéma général d'amélioration du palmier à huile à l'IRHO. Oléagineux 27 (1) : 1-12.
- MEUNIER J., RENARD J. L., QUILLÉC G., 1979. Hérité de la résistance à la fusariose chez le palmier à huile *Elaeis guineensis* Jacq. Oléagineux 34 (12) : 555-559.
- RENARD J. L., NOIRET J. M., MEUNIER J., 1980. Sources et gammes de résistance à la fusariose chez les palmier à huile *Elaeis guineensis* et *Elaeis melanococca*. Oléagineux 35 (8-9) : 387-391.
- SPRAGUE G.F., BRIMHALL S., 1950. Realative effectiveness of two systems for selection for oil content of the corn kernel. Agronomy Journal 42 : 83-88.
- ROSENQUIST E.A., 1986. The genetic base of oil palm breeding populations. Workshop on oil palm germplasm and utilisation, Malaysia, Palm Oil Research Institute of Malaysia.
- ROSENQUIST E.A., 1989. An overview of breeding technology and selection in *Elaeis guineensis*. Doc Harrisons Fleming Advisory Services Ltd.
- SOH A.C., WONG G., TAN C.C., 1989. Clonal propagation of oil palm; current experiences and their implications to breeding and cloning. ISOPB Newsletter, ISOPB 6, 15 juil.
- SOH A.C., 1990. Oil palm breeding - breeding into the 21st century. Plant Breeding Abstract 60 (12) : 1437 - 1444.

Oil palm genetic improvement strategies

Durand-Gasselin T.¹, Baudouin L.², Cochard B.¹, Adon B.¹, Cao T.V.².

¹ CIRAD-CP, station de La Mé, 13 BP 989, Abidjan 13, Côte d'Ivoire

² CIRAD-CP, TA 80/03, avenue Agropolis, 34398 Montpellier Cedex 5, France

In the past fifty years or so, oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) has become one of the main sources of vegetable fat worldwide. Its share of world oils and fats supply has rocketed from 4% in 1958-1962 to a forecast of 20% in 2000-2002, ie almost 20 Mt of oil. This is largely due to the remarkable increase in planting material productivity, estimated at 15% per 10 to 15-year breeding cycle (Soh *et al.*, 1989; Cochard *et al.*, 1993) and the large-scale extension of improved material since 1960, guaranteeing plantation profitability.

Two genetic improvement strategies have gradually been adopted. They are quite similar, and can be assimilated to a recurrent scheme (Soh, 1990). A distinction is made between the reciprocal recurrent selection schemes (RRS) practised by NIFOR¹, CIRAD² and its partners in Africa (CNRA³ in Côte d'Ivoire, SRPH⁴ in Benin and IRAD⁵ in Cameroon) or in Southeast Asia (Socfindo⁶ and IOPRI⁷ in Indonesia), and the family/individual progeny schemes (FIPS) widely adopted in Malaysia (PORIM⁸ and its partners) and Papua New Guinea (Dami OPRS⁹) (Rosenquist, 1989).

RRS exploits, in the form of hybrids, the heterosis effect obtained by crossing Deli origins and African origins (Benard and Malingraux, 1965). FIPS, for its part, exploits parents chosen primarily for their phenotypic merits and the general combining ability of their families (Lee Chong Hee and Yeow Kheng Hoe, 1965; Breure *et al.*, 1982; Hartley, 1988). The two schemas eventually merged, and two populations (groups A and B) are now kept in isolation worldwide, with breeding work proceeding by successive cycles (Meunier and Gascon, 1972; Soh, 1990).

These schemes mean assessing the combining ability of parents and families in progeny tests. Given that oil palm is a perennial, the parents are kept for very long periods and can be used permanently for varietal output or continued selection.

In West Africa, the first reciprocal recurrent selection cycle was launched in Côte d'Ivoire, Cameroon and Benin in the 1960s, on 530 progenies. It covered a relatively broad genetic base (Gascon *et al.*, 1981) and its exploitation led to the selection of 15 crosses for varietal output. This high selection pressure (under 3% of crosses chosen) reflected the use of numerous independent character criteria: production, extraction rate, vertical growth, bulk, and to a lesser extent vascular wilt resistance.

As the parents of a selected cross, $A_i \times B_j$, are highly heterozygous, their self retained substantial genetic variance, which was exploited by conducting a pedigree selection cycle using the parents of the selected crosses (A_i self $\times B_j$ self). This was done in the aim of ensuring substantial genetic progress while preserving some of the characteristics of the material bred in the previous cycle. The cycle was completed by exploiting some recombinations of the best parents in the two groups, A and B, and a little over 900 crosses were planned for evaluation [$(A_i \times A_j) \times B_i$ self or A_i self $\times (B_i \times B_j)$ or $(A_i \times A_j) \times (B_i \times B_j)$].

A within-group recombination programme using the best first-cycle parents was undertaken at roughly the same time. Two generations were carried out, and the resulting recombinations generally had four first-cycle grandparents, or more rarely two or three in the event of first-generation selfing. The programme was gradually enriched by integrating new materials, after assessing their combining ability (Adon *et al.*, 1995), or by introducing materials tested by other research centres.

With a view to proposing a strategy for optimum exploitation of these recombinations in a new selection cycle, without neglecting varietal output, the merits of selfing and recombination were evaluated. The effects of these two reproductive methods on the mean and variance of oil production components were compared.

Material and method

Experimental design

The progeny tests used for this study were the ones used for varietal improvement at four sites: the CNRA La Mé station in Côte d'Ivoire, the IRAD La Dibamba station in Cameroon, and the Socfindo Bangun Bandar station and the CIRAD-Socfindo Aek Kwasan genetic block in Indonesia. Their principal characteristics were described by Cochard *et al.* (1993).

The experimental design was either complete blocks with six replicates, or balanced lattice squares (Cochran and Cox, 1957), using a planting density of 143 palms/ha. A common control cross (LM 2 T \times DA 10 D) was used in most of the trials, while other crosses were common to several trials, hence the trial results could be compared.

Planting material

The planting material used was Deli \times La Mé crosses, grouped into different hybrid populations according to parent families. There were two types of families: selfs (A_i self or B_i self) and recombinations ($A_i \times A_j$) or ($B_i \times B_j$). There were thus four types of hybrid populations: A_i self $\times B_i$ self, $(A_i \times A_j) \times B_i$ self, A_i self $\times (B_i \times B_j)$, and $(A_i \times A_j) \times (B_i \times B_j)$. Table 1 summarizes the different hybrid populations studied and the number of crosses per population. Certain populations were only represented by a very small number of crosses.

The group A grandparents were Deli duras from:

- the Robert Michaux experimental plantation, Dabou, Côte d'Ivoire, planted in the 1920s with Socfindo commercial Deli dura seeds. The Dabou Delis chosen were DA 3 D, DA 5 D, DA 8 D, DA 10 D and DA 115 D;
- Deli duras from Socfin (Malaysia) were introduced into Côte d'Ivoire after World War II. This material also originated from Deli duras from Socfindo (Indonesia). LM 269 D and LM 404 D were chosen in two families.

For group B, LM 2 T, LM 5 T and LM 10 T came from population BRT 10 planted in 1928 at the La Mé station, Côte d'Ivoire.

1 : Nifor : Nigerian Institut For Oil palm Reseach (Nigeria)

2 : Cirad : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (France)

3 : Cnra : Centre national de recherche agronomique (Côte d'Ivoire)

4 : Srph : Station de recherche du palmier à huile-Institut national de recherche agronomique du Bénin (Benin)

5 : Irad : Institut de recherches agronomiques pour le développement (Cameroon)

6 : Socfindo : Société financière d'Indonésie (Indonesia)

7 : Iopri : Indonesian Oil Palm Research Institute (Indonesia)

8 : Porim : Palm Oil Research Institute of Malaysia (Malaysia)

9 : Dami Oprs : Dami Oil Palm Research Station

Observations

FFB production per palm was observed from the start of production onwards. The results quoted are those for four consecutive years, for mature palms, generally from six to nine years of age. Bunch and fruit quality was determined by analysing a sample of 60 to 80 bunches taken from 30 to 40 adult palms per progeny.

Expression of results

In the Indonesian trials, oil production was around double that in the African trials for the same materials. However, Cochard *et al.* (1993) and Cao (1995) showed that there was no genotype x environment interaction in the trial network, and demonstrated the possibility of expressing the results as a function of the LM2T x DA10D control cross. All the results are thus expressed here as a function of the control, whose characteristics are given for two sites in table 2.

Method used to study the impact of the reproduction scheme

We compared the crossing value of two families obtained from selfs of parents G1 and G2 from the same group (A or B) with that of a cross between those parents (G1 x G2). This was possible wherever the three families were tested in crosses with the same family from the other group that served as a tester. This provided three families of "cousins", each comprising "full-sib" progenies. Figure 1 illustrates this type of comparison.

We evaluated the impact of the two reproduction methods (selfing and crossing) by estimating the deviation in relation to additivity, which we obtained by comparing the mean of the population produced by crossing with that of the two populations produced by selfing. In effect, Jacquemard *et al.* (1981) showed that for these characters, the mean of an A1 self x B1 self hybrid population was the same as that of an A1 x B1 cross. A comparison of the coefficients of variation between progenies was used to evaluate the progress made by breeding in each case.

Results

Impact of recombination on character means

The mean oil production characteristics of the hybrid populations are given in table 3 for the populations represented by at least five crosses. Figure 2 illustrates the comparisons between populations for oil production, FFB production and extraction rate.

The differences between populations were relatively substantial for oil production, which ranged from 100 to 122% of the control, corresponding to a range of 3.1 to 3.8 t of oil/ha/year in Africa (La Mé) for a mean of 3.4 t,

and 6.3 to 7.5 t in Indonesia (Aek Kwasan) for a mean of 6.9 t. The differences were less marked for extraction rate components than for the two FFB production components.

Impact of recombination in the Deli origin

Table 3 and figure 2 show that the mean characteristics of populations whose parents were obtained by recombination within the Deli group were generally somewhere between those of populations whose parents were obtained by selfing. The deviation in relation to additivity was generally quite small, as shown by table 4. However, there were exceptions, particularly for the number of bunches and mean bunch weight. The most substantial concerned recombination DA 10 D x DA 3 D, for which the deviation was + 10.5 for number of bunches and - 11.4 for mean bunch weight with LM 2 T self as the tester family. The fact that the deviations in the two components compensated for each other resulted in a very slight deviation for total FFB (+ 1.4).

The deviation was generally slightly negative for extraction rate, although this could not be put down to any one of the three components. Oil palm production was almost always at least as good as, if not better than, the figure estimated based on additive effects alone.

Impact of recombination in the La Mé origin

Only one recombination in group B, LM 2 T x LM 5 T, could be studied, and there was no significant deviation in relation to the additive model. This was confirmed by a study of some tenera or pisifera parent families (LM 2 T x LM 5 T, LM 2 T x LM 10 T, LM 5 T x LM 10 T) which were not well represented if the results were grouped according to several Deli populations (table 4).

Within-population variability

The coefficients of variation (CV) between within-population crosses are shown in table 5.

There were no clear differences between types of populations. However, the populations whose parent families were both recombinations showed slightly higher variability between crosses than the others for FFB production, resulting in slightly higher variability between crosses for oil production as well.

As expressing the results as a function of the control cross proved to be an additional source of variation (the genotype x environment interaction was only slight but certainly not nil), we compared the variance, based on raw data, of a few populations well represented in the same trials or at least in the trials planted at the same site the same year. The results are given in table 6. There was no clear effect of recombination on the between-cross variability of these populations.

Structure of genetic variability

For the same trial network, Cao (1995) split the variance of general combining abilities (GCA) within each group into two components: variance between hybrid populations and variance between hybrids within each population (table 7). Among the selfs of La Mé parents, the latter was predominant, whereas the opposite was true for the Deli origin. Recombination tended to increase the relative share of within-population variance, particularly among Delis.

Discussion

Advantages and limitations of reproduction by selfing

Oil palm genetic improvement follows a reciprocal recurrent selection scheme based on highly heterozygous palms (Ghesquière, 1984 and 1985). The significant genetic variance among their selfs can be exploited by carrying out a pedigree selection cycle using an A x B cross.

Such a move has a triple advantage. The heterozygosity of the parents generally guarantees substantial genetic progress. We saw that a similar level of progress could be made as after recombination, which was also highlighted by Cochard *et al.* (1993) and Cao (1995). Moreover, it is easy to maintain the favourable secondary characters of the parent cross (bulk, vertical growth, vascular wilt resistance, etc) in the selected material. Lastly, insofar as selfs are available for varietal output (Jacquemard *et al.*, 1981), this selection cycle can rapidly be introduced before a recombination cycle.

This stage is also highly effective at removing the genetic burden insofar as the parents tested are subsequently used in a recombination programme.

However, it would apparently not be worth carrying out a second generation of selfs, since heterozygosity was halved, such that the expected genetic progress would be reduced proportionally, for the same material and human resources and selection rate. In all but a very few cases, there is no point in continuing along this road (Sprague and Brimhall, 1950).

Advantages and pitfalls of reproduction by recombination

To guarantee long-term genetic progress, a broad genetic base has to be used and genotypes have to be recombined (Gallais, 1990a). However, in the case of oil palm, for each group, recombination within populations with a narrow genetic base, as defined by Rosenquist (1986) is insufficient and recombinations between the populations are required. However, there are often marked differences for several characters. For production characters, we have already seen

that populations obtained by recombination are generally close to the mean value for the corresponding populations obtained by selfing. The same goes for vertical growth.

If breeders wish to maintain a minimum value for certain characters, for instance mean bunch weight or extraction rate, they have to avoid using parents that perform poorly with respect to the character in recombinations.

In another field, vascular wilt resistance, parents have to be chosen carefully. Many populations have sources of resistance, but in most cases, few palms transmit the character (Renard *et al.*, 1980). Moreover, little is yet known about the heredity of the character, although there is little deviation in relation to an additive model (Meunier *et al.*, 1979).

Furthermore, breeders are limited by the number of generations of recombinations they can complete for perennials such as oil palm. It is difficult to accumulate more than a few favourable genes in the genotypes after a single generation of recombinations. A second generation of recombinations makes it possible to observe characters separately and facilitates selection.

Moreover, it is difficult to predict the evolution of the variance observed among recombinations. In effect, the variance between crosses depends on additive effects, but also on other factors such as additive x additive epistasis or a bonding imbalance which depending on the case (pairing or repulsion) either reduces or increases between-cross variance to the benefit of within-cross variance (Cao, 1995).

The result is that the variance between crosses obtained by recombining parents is difficult to predict. For instance, it is difficult to take account of an effect linked to the genetic differences between materials and then integrate it, *a priori*, into our reasoning. We accept that there will be an increase in variance and that this will increase the efficacy of our selections, without being able to quantify it *a priori*. Although the medium-term advantages of recombination are undeniable, in the short term, it is important to avoid certain pitfalls in order to optimize the chances of creating good hybrids. The aim is thus to define a strategy taking account of the advantages of recombination, while avoiding the short-term drawbacks as much as possible.

Strategy for using recombinations

Available genetic base

In two generations, recombinations were carried out with four grandparents obtained from tried and tested first-cycle parents or improved parents introduced beforehand.

The material obtained from sub-wild populations, collected at research stations after surveys in traditional oil palm-growing zones, is generally of low agronomic value. In view of their effect on the mean of the selected characters, these genotypes cannot be integrated into recombinations without prior improvement work and choice of the best genotypes among these populations (Adon, 1995).

For instance, at the La Mé station, parents of two populations have been integrated: the Angola origin in group A (Adon, 1998) and the Yocoboué origin (Côte d'Ivoire) in group B. Other origins are currently being evaluated and will be integrated later.

For each group, priority has been given to between-origin recombinations so as to exploit the available genetic base as fully as possible (table 8).

Recombined parent value

The recombined parents generally have different values for certain characters. A distinction needs to be made between two cases that should be dealt with differently.

In the first case, the differences between the parents concern multiplicative production characters: number of bunches, mean bunch weight, and fruit/bunch, mesocarp/fruit or oil/mesocarp percentage. Such differences sometimes compensate for one another and do not affect the mean oil production value. Characters can thus be exploited separately since there is double recombination.

In the second case, the differences concern characters directly related to planting material quality, for instance extraction rate, vertical growth, bulk and vascular wilt resistance. For these characters, the value of the material obtained by recombining will generally be similar to that of the mean of the two parents. It will be impossible to select effectively for several characters and this risks causing regression in relation to the better parent in terms of qualities that are nevertheless crucial. In order to recover the parental phenotypes, the palms produced by recombining can be selfed. However, this unfortunately takes time (around ten years), and thus delays the parent testing phase (group A x group B crosses).

A strategy is thus emerging which distinguishes between two recombination methods (figure 3).

The first concerns recombinations between materials whose means differ little for production characters, but in which it may be possible to exploit other characters separately. The value of the parents obtained from these recombinations is evaluated directly by between-group progeny tests.

An example of this type of recombination is given below for four grandparents and the vascular wilt resistance character alone (although in practice, other important characters also have to be taken into account):

If GP1 and GP3 are the grandparents that transmit high vascular wilt resistance and GP2 and GP4 the grandparents that transmit low vascular wilt resistance, there will be individuals in [(GP1 x GP2) x (GP3 x GP4)] that will transmit high resistance to the disease, *a priori* similar to that of grandparents 1 and 3.

Exploitation for varietal output is done by reproducing the best crosses as soon as the progeny tests are completed. In a second stage, pedigree selection is carried out, based on the best progenies.

The second method concerns recombinations between parents whose main qualities differ significantly: assuming that GP2 and GP3 are switched, it is difficult to find parents in [(GP1 x GP2) x (GP3 x GP4)] with any marked resistance. In this case, a generation of selfs is carried out before testing parent value through their inter-group progenies. Exploitation for varietal output is possible around ten years after the first stage. However, the generation of selfs will change the structure of genetic variance, in favour of between-progeny variance (Gallais, 1990b), and the value of the material obtained will be the same as that of the first group after the pedigree selection cycle.

The genetic distance between parents can be taken into account in a similar way: if the distance is small, recombinations will follow the first approach, whereas the second approach will be taken for large distances.

In practice, the two approaches are complementary. In effect, preparing and planting parent tests for group 1 takes several years and calls for large areas: around 300 ha for 100 parents in each of groups A and B. However, the generation of selfs of the second group, which requires little land, is initially easy to carry out (around 18 ha for the same number of parents). Figure 3 summarizes this strategy, with a sample time scale.

Conclusion

Oil palm is a perennial with a growth cycle lasting around 30 years. Breeding programmes exploit the close correlations between production in the first ten years and production over the whole growth cycle. Parent tests are followed by a recombination stage which calls for an equivalent evaluation period, plus the time taken to set it up (generally three to six years). As a result, breeders generally anticipate on the results of parent tests and plant recombinations before the end of the trials,

at the risk of only using some of them subsequently.

Striving to develop a scheme integrating single or double recombination phases or selfing phases, which are known to be useful in structuring variability, between each parent test risks significantly delaying the first varietal outputs.

The strategy we have described combines the advantages of two reproduction systems—recombination and selfing—while preserving varietal output, which is the main aim of any improvement programme. Our proposal allows

for the use of recombinations obtained from parents with markedly different qualities in terms of certain crucial characters—for instance vascular wilt resistance—whose insufficient mean characteristics can be rectified by a generation of selfs. The other recombinations can be exploited directly. This results in a direct varietal output whose merits will be improved still further following a pedigree selection cycle.

Above and beyond the approach described here, and more generally speaking, it is also worth taking account of the effects of genetic differences between parents on variance. They

are not yet known, and work is under way to evaluate them.

Acknowledgements

The results quoted in this article were obtained in trials at the La Mé (CNRA, Côte d'Ivoire), La Dibamba (IRA, Cameroon), and Bangun Bandar (Socfindo, Indonesia) research stations, and in the CIRAD-Socfindo Aek Kwasan genetic block (Indonesia). The authors extend their warmest thanks to the management and staff of these stations for their collaboration.